Vestnik zoologii **32**(5-6): 65—71, 1998

УДК 591.5+502.72:595.796(477.72)

МИРМЕКОФАУНА (HYMENOPTERA, FORMICIDAE) АСКАНИЙСКОЙ ТИПЧАКОВО-КОВЫЛЬНОЙ СТЕПИ: СОВМЕСТНАЯ ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ВИДОВ И ОТНОШЕНИЕ К ФАКТОРАМ СРЕДЫ

В. Н. Хоменко

Институт зоологии НАН Украины, ул. Б. Хмельницкого, 15, 252601 Киев-30, ГСП, Украина

Получено 3 декабря 1997

Мирмекофауна (Hymenoptera, Formicidae) асканийской типчаково-ковыльной степи: совместная встречаемость видов и отношение к факторам среды. Хоменко В. Н. — В целинной типчаково-ковыльной степи "Аскания-Нова" обнаружено 24 вида муравьев. Анализ положения муравьев в пространстве, образованном экологическими характеристиками среды обитания, места в трофической сети и размерности видов, а также сопоставление их взаимовстречаемости позволяют выявить тенденции их биосоциальных взаимоотношений.

Ключевые слова: муравьи, Formicidae, екологическая структура, биосферный заповедник "Аскания-Нова".

Ant Fauna (Hymenoptera, Formicidae) in the "Ascania-Nova" Nature Steppe: Joint Occurence of Species and Relation to Factors of Environment. Khomenko V. N. — 24 ant species are found in the nature steppe of "Ascania-Nova". The analysis of the ants position in the space creating from the ecological habitat conditions, the place in trophic chain and the species body dimension, and also the comparison of their joint occurence allow to discover trends of their biosocial interrelations.

Key words: ants, Formicidae, ecological structure, "Ascania-Nova" Biosphere Nature Reserve.

Введение

Исследуемая группа перепончатокрылых — одна из важнейших составных частей степных биогеоценозов, включающая представителей различных трофических групп: хищники, карпофаги, зоонекрофаги, миксофаги, социальные паразиты. Одно лишь богатство диеты муравьев уже позволяет судить о разнообразии экологических ниш, которые могут занимать эти насекомые в экосистемах. Также они могут доминировать и по численности. Так, в заповедной степи "Аскания-Нова" муравьи достигают 45% численности всей мезофауны в учетных биоценометрических пробах (Хоменко и др., 1988).

До настоящих исследований в литературе известны отдельные фаунистические сводки В. Караваева (1928) и К. В. Арнольди (1968), заметки С. И. Медведева (1959), где в целом имеются указания на 16 видов муравьев из степи "Аскания-Нова". Инвентаризация фауны целинной степи "Аскания-Нова" в 1981—1985 гг. позволила расширить число видов до 24 и опубликовать предварительные сведения по встречаемости видов (Хоменко, Радченко, 1986). По материалам работы по самкам и самцам был описан новый вид социально-паразитического муравья *Strongylognathus cheliferus* A. Rad. (Радченко, 1985а), обнаруженный в гнездах *Tetramorium caespitum* L.

Любой экологический подход включает в себя анализ экологических характеристик модельных видов и сообществ. Традиционный подход в анализе мирмекофауны конкретной экосистемы, а именно исследование биотопического распределения видов, строения их гнезд, принципов использования кормового участка не всегда позволяет раскрыть все многообразие межвидовых связей животных, особенно если они непрямые. Следовательно, требуется поиск новых подходов в исследованиях, причем часто на основании уже известных данных.

Исторически сложилось, что выделение жизненных форм муравьев как раз начиналось с учета их экологических характеристик (Арнольди, 1937, 1968), а именно: пищевой специализации вида, ярусного распределения, отношения к теплу, влажности, освещенности. Такой подход является актуальным и в настоящее время, так как дает возможность оценить, хотя бы приближенно, экологи-

ческое состояние мирмекофауны исследуемых территорий и косвенно определить тенденции изменения самой окружающей среды.

Дальнейшее развитие идеи анализа экологической структуры мирмекофауны можно найти в работах Г. М. Длусского (1975, 1981). Им было предложено выделять трофико-размерные группы муравьев и показаны пути разграничения экологических ниш этих насекомых в условиях пустынь, при почти полном отсутствии ярусности в биотопах. Представляют интерес также работы по пространственно-временному разграничению видов с учетом их доминантности в мирмекокомплексах степей (Стебаев, Резникова, 1974; Резникова, 1983). Здесь было отмечено, что для степных ассоциаций характерно широкое перекрывание экологических ниш разных видов и, в частности, было показано, что те территории, где встреча с другим видом наиболее вероятна, муравьи посещают в разное время суток.

Цель настоящей работы — посредством анализа совместной встречаемости и отношения видов к факторам среды рассмотреть многовидовую ассоциацию муравьев на примере асканийской типчаково-ковыльной степи.

Материал и методы

Настоящие исследования проводились в 1983—1986 гг. (с апреля по октябрь) в целинной степи биосферного заповедника "Аскания-Нова". При помощи биоценометра площадью 0,25 м^2 учитывались все ярусы напочвенного и почвенного (до глубины 25 см) распределения муравьев в типчаковых и ковыльных формациях степи, а также на территории колоний общественной полевки. Биоценометрические пробы брались случайно на участках типчаково-ковыльной степи через каждые 5—8 м. Взято 417 биоценометрических проб, из которых в 304 (72,90%) зарегистрированы муравьи. Пробы отбирались с 7 до 12 ч по солнечному времени. Данная методика позволила выявить видовой состав и встречаемость этих насекомых. В список видов включены также 3 вида, обнаруженные в степи в результате маршрутного сбора: *Polyergus rufescens* Latr., *Lasius umbratus* Nyl., *Strongylognathus testaceus* Schenck.

Объединение видов в группы и расчет их оригинальности по экологическим признакам производили, используя таксономический анализ Е. С. Смирнова (1969) и кластерный анализ (UPGMA). Для выяснения тесноты связи встречаемости в пробах 2 конкретных видов использовался тетрахорических показатель связи (Лакин, 1980). Разбивку видов по классам встречаемости производили путем расчета процентного соотношения суммы встреч каждого вида в пробах от наиболее часто встречаемого вида — *Tapinoma erraticum* Nyl. (157 встреч или 100% встречаемости) и использования логарифмической шкалы доминантности видов: доминанты (40—100% встречаемости), субдоминанты (12,5—39,9%), обычные (4—12,4%), редкие (1,3—3,9%), единичные (менее 1,3%). В дальнейшем под термином доминанты подразумеваются только доминанты по встречаемости. В статье использована экологическая терминология К. В. Арнольди (1968).

Результаты

Многовидовая ассоциация. Структура многовидовых ассоциаций муравьев в значительной мере определяется меж- и внутривидовыми взаимоотношениями между самими муравьями. Благодаря различным адаптациям к питанию, температурному режиму, влажности, освещенности, засоленности грунта и пр. складываются устойчивые многовидовые ассоциации муравьев. Этот коплекс в типчаково-ковыльной степи составляют 24 вида. Главным отличием многовидовой ассоциации муравьев асканийской степи от других степных территорий Северного Причерноморья является отсутствие здесь видов, имеющих охраняемые территории. Это сближает его с мирмекокомплексом песчаной степи (Черноморский биосферный заповедник) и роднит с мирмекокомплексами пустынь (Длусский, 1981; Радченко, 1985б).

Основу многовидовой ассоциации муравьев составляют степные теплолюбивые, гемиксерофильные, фотофильные эпигеобионты (герпетобионты). Доминантами по встречаемости в степи являются лишь 4 вида (по убыванию): *Tapinoma erraticum* Nyl., *Camponotus aethiops* Latr., *Tetramorium caespitum* L. и *Myrmica deplanata* Ruzs. В состав мирмекофауны входят также несколько видов, характеризующихся различными формами социального паразитизма, из родов *Strongylognathus* (3 вида), *Lasius* (2 вида), *Polyergus* (1 вид), а также 1 клептобионт (*Diplorhoptrum fugax* Latr.).

Расчет таксономического анализа Смирнова по 6 экологическим признакам (таблица 1) и последующее объединение в кластеры позволили выявить группы

Таблица 1. Видовой состав и экологическая структура мирмекомплекса асканийской целинной степи

Table 1. The specific composition and the ecological structure of ant association in the "Ascania-Nova" virgin steppe

№	Виды	Экологические признаки						Встре-чаемость	Ориги-нальность
		Я	П	В	Т	Ф	Р		
	Группа А, в т. ч.								
	А1								
1	*Tapinoma erraticum* Nyl.	эпг	нзф	гкс	мкт	фил	ср	5	0,38
5	*T. ambiguum* Em.	эпг	нзф	гкс	мкт	фил	ср	4	0,38
10	*Plagiolepis tauricus* Sant.*	эпг	нзф	гкс	мкт	фил	м	3	0,57
	А2								
8	*Lasius alienus* Forst	эпг	нзф	гкс	ммкт	фил	ср	4	0,57
17	*L. hybridus* Em.	эпг	нзф		ммкт	фоб	ср	1	1,05
23	*L. umbratus* Nyl.	эпг	нзф		ммкт	фоб	ср	1	1,05
	А3								
3	*Tetramorium caespitum* L.	эпг	мф	гкс	ммкт	фил	ср	5	0,64
22	*Strongylognathus testaceus* Sch.	эпг	мф	гкс	ммкт	фоб	ср	1	0,74
15	*Tetramorium forte* Forel	эпг	мф	гкс	мкт	фил	ср	2	0,44
18	*Strongylognathus christophi* Em.	эпг	мф	гкс	мкт	фоб	ср	1	0,55
20	*S. cheliferus* A. Rad.	эпг	мф	гкс	мкт	фоб	ср	1	0,55
	Группа Б, в т. ч								
	Б1								
6	*Diplorhoptrum fugax* Latr.	гб	зф	гкс	мкт	фоб	м	4	1,72
	Б2								
7	*Leptothorax knipovitschi* Kar.*	сб	зф	гкс	мкт	фил	м	4	0,80
16	*L. volgensis* Ruzs.**	сб	зф	гкс	мкт	фил	м	3	0,80
4	*Myrmica deplanata* Ruzs.	сб	зф	гкс	мкт	фил	кр	5	0,65
21	*M. stangeana* Ruzs.	сб	зф	гкс	мкт	фил	кр	1	1,69
	Б3								
2	*Camponotus aethiops* Latr.	хб	знф	гкс	мкт	фил	кр	5	0,99
19	*C. piceus* Leach.	хб	знф	гкс	мкт	фил	кр	2	0,99
24	*Polyergus rufescens* Latr.	эпг	знф	гкс	мкт	фоб	кр	1	0,58
9	*Messor rufitarsis* F.	эпг	кф	гкс	мкт	фил	кр	3	1,28
	Группа В, в т. ч.								
11	*Formica glauca* Ruzs.	эпг	знф	мгкс	мзт	фил	кр	4	1,34
12	*Ponera coarctata* Latr.(?)	сб	зф	мез	мзт	фоб	ср	4	2,26
	Группа Г, в т. ч.								
13	*Cataglyphis aenescens* Nyl.	эпг	нзф	кс	кст	гел	кр	2	2,45
14	*Proformica epinotalis* Kuz.-Ug.	эпг	знф	кс	кст	фил	кр	3	1,51

Примечание: виды пронумерованы по мере убывания их встречаемости в пробах; * — вид для данной территории указывается впервые; Я — по ярусу: гб — геобионт, эпг — эпигеобионт, сб — стратобионт, хб — хортобионт; П — по питанию: зф — зоофаги, кф — карпофаги, мф — миксофаги, знф — зоонекрофаги, нзф — некрозоофаги; В — по отношению к влажности: кс — ксерофил, гкс — гемиксерофил, мгкс — мезогемиксерофил, мез — мезофил, гал — мезо-галофил; Т — к температуре: мзт — мезотерм, ммкт — мезомакротерм, мкт — макротерм, кст — ксеротерм; Ф — к освещенности: фоб — фотофоб, фил — фотофил, гел — гелиофил; Р — по размеру: м — мелкий, ср — средний, кр — крупный; встречаемость: 5 — доминанты, 4 — субдоминанты, 3 — обычные, 2 — редкие, 1 — единичные.

видов муравьев со сходными экологическими харатеристиками (рис. 1). Таких групп выделено 4, в рамках которых отмечено до 3 подгрупп:

А) Группа включает 11 видов. Это муравьи в основном среднеразмерные (кроме мелкого *P. tauricus*), обычные на поверхности, обитатели открытых ландшафтов. В свою очередь эта группа подразделяется на 3 подгруппы. Первые (А1) — это обитатели сухих степей, средиземноморских семиаридных и аридных местообитаний. Высокой частотой встречаемости отличались виды рода *Tapinoma*. Вторую (А2) подгруппу составили виды, переходные к настоящим теплолюбивым, населяющие лесостепь, понижения и увлажненные участки степи, обычные и на плакоре. Сюда вошли политопный *L. alienus* и его временные социальные паразиты из одноименного рода. Третью (А3) подгруппу представляли

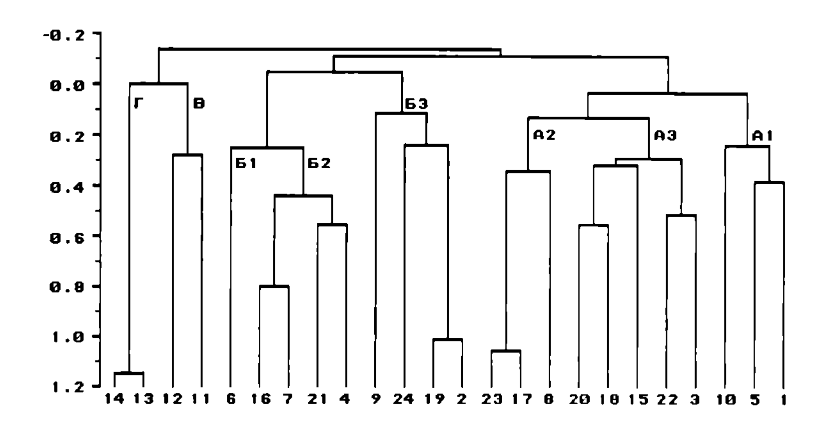


Рис. 1. Дендрограмма сходства муравьев, объединенных по экологическим признакам (по результатам таксономического анализа Смирнова): нумерация видов как в таблице 1.

Fig. 1. Dendrogram of ant similarity which combined on ecologiocal characters (on results of Smirnov's taxonomic analysis): number of species as in table 1.

виды рода *Tetramorium* и их социальные паразиты из рода *Strongylognathus*. Характерной чертой этой подгруппы является смешанное питание (миксофагия) как семенами растений, так и животной пищей. В третьей подгруппе наибольшей частотой встречаемости в асканийской степи выделялся *T. caespitum*.

Б) Группа насчитывает 9 видов, объединенных в 3 подгрупы. В первую (Б1) и вторую (Б2) подгруппы входят теплолюбивые обитатели подстилки и почвы, основным источником питания которых является хищничество. Существенно высокой частотой встречаемости в этих подгруппах отличался крупноразмерный *M. deplanata*. Несколько особо здесь стоит *D. fugax* — политопный геобионт, самый мелкий из всех видов, строящий свои гнезда, как правило, в стенках гнезд других муравьев. Основу третьей (Б3) подгруппы составляют виды — зоонекрофаги, которые отдают предпочтение хищничеству, а затем сбору трупов животных. Это крупные гемиксерофильные, макротермные виды; теплолюбивые виды открытых ландшафтов. Сюда также вошел единственный степной карпофаг *M. rufitarsis* и луговой муравей-"рабовладелец" *P. rufescens*, который содержит в качестве "рабов" *F. glauca*. Среди этой подгруппы степной *C. aethiops* составляет фон в асканийской степи.

В) Группа представлена лишь 2 видами. Она включает луго-лесных мезотермов, часто встречающихся в умеренном поясе Палеарктики, преимущественно в лесных и горных районах, обитателей широко-мелколиственных лесов.

Г) В группе также 2 вида, которые являются особо теплолюбивыми степными ксерофилами, и населяют наиболее сухие местообитания.

Наиболее оригинальными по экологическим показателям были ксерофильный *C. aenescens* и мезофильный *P. coarctata*. Оба вида не являются характерными обитателями плакорной степи. *C. aenescens* предпочитает разреженные, лишенные густой растительности, хорошо прогреваемые участки степи (изредка попадается на колониях общественной полевки). *P. coarctata* (?) — лесной вид, является чуть ли не фоновым по встречаемости видом в степи, что свидетельствует либо о существенной мезофитизации степи, либо о необходимости таксономической ревизии этого рода и вида в частности (Радченко, личное сообщение).

Совместная встречаемость. Пространственная разобщенность видов муравьев наряду с временной играет большую роль в их совместном существовании на одной территории. Анализ совместной встречаемости разных видов

муравьев в пробах показал 23 значимые связи между 19 видами из 21, обнаруженного в учетных пробах (рис. 2).

Установлено, что на одну биоценометрическую пробу (0,25 м²) приходилось от 0 до 8 видов муравьев. Так, 7–8-видовые группы муравьев в пробах обнаружены однажды, 6-видовые — в 5 пробах, 5-видовые — в 13, 4-видовые — в 18, 3-видовые — в 50, 2-видовые — в 129 пробах.

Анализ лишь 5–8-видовых групп в пробах (всего 20 проб) показал, что они включали в сумме 17 видов муравьев. Это свидетельствует о том, что указанные виды в типчаково-ковыльной степи тесно связаны и взаимодействуют друг с другом. В это число не вошли только редкие, единичные находки видов *C. piceus* (4 встречи), *L. hybridus* (2 встречи), а также *S. cheliferus* и *M. stangeana* (по 1 встрече).

Причем виды, экологически и таксономически близкие, имели, как правило, отрицательные связи. Такие виды либо никогда не встречались совместно в пробах (виды родов *Leptothorax, Strongylognathus*), либо встречались крайне редко (1 встреча у видов родов *Camponotus* и *Tapinoma*). Однако значимые отрицательные связи у таких видов обнаружены только между *T. erraticum* и *T. ambiguum*. Исключение составила значимая положительная связь между *L. alienus* и *L. hybridus*, причем последний обнаружен в гнезде первого. Дело в том, что *L. hybridus* является временным социальным паразитом *L. alienus*. Оплодотворенная самка *L. hybridus*, попадая в гнездо *L. alienus*, убивает самку хозяина и занимает ее место. Затем она начинает откладывть яйца, из которых развиваются рабочие ее вида. Они совместно сосуществуют с рабочими *L. alienus* и со временем замещают последних.

Значимая отрицательная связь отмечена также между видами: *T. erraticum* и *C. aethiops, T. erraticum* и *L. alienus, C. aethiops* и *F. glauca*.

Граф-схема (рис. 2) показала довольно стройную картину связей встречаемости видов мирмекофауны. Однако математически достоверная связь между *P. tauricus* и *S. christophi* биологически необоснованна, т. к. социальный паразит *S. christophi* обнаружен лишь в гнездах *T. caespitum*. Это говорит о том факте, что без знания биологии видов статистика может привести к большим ошибкам.

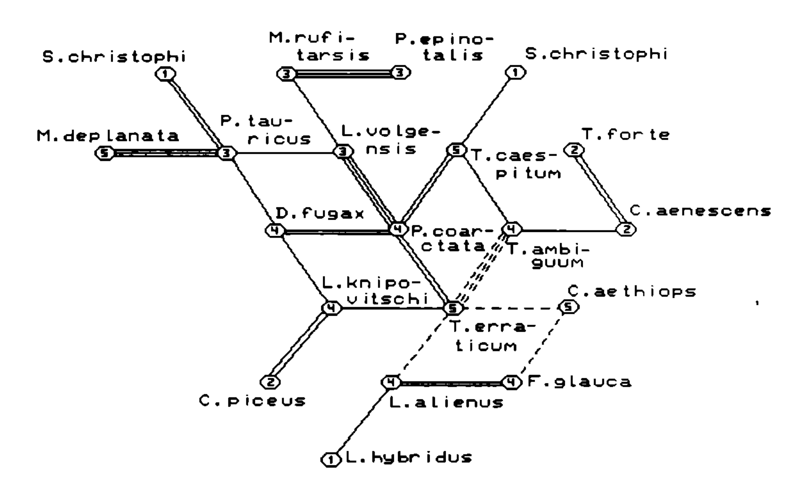


Рис. 2. Граф-схема межвидовых связей (г) встречаемости муравьев асканийской целинной степи: цифрами обозначена относительная встречаемость видов; сплошными линиями — положительные, а прерывистыми — отрицательные связи; одна линия — связь при p<0,05, 2 — при p<0,01, 3 — при p<0,001.

Fig. 2. Graph-scheme of interspecific correlations (r) of ant joint occurence in the "Ascania-Nova" virgin steppe: numbers show relative frequency of species; continuous lines are positive and dotted lines — negative correlations; one line — correlations for p<0,05, 2 lines — for p<0,01, 3 lines — for p<0,001.

По положительным связям можно выделить 3 группы видов, взаимосвязанных прямо или опосредованно друг с другом. В первую группу вошел лишь один *C. aethiops*. Этот доминант по встречаемости имеет лишь отрицательные связи. Он не встречается в пробах с другим доминантом, таким как *T. erraticum*, и с таким же крупным зоонекрофагом, как *F. glauca*. Вторую группу составили 3 вида: *L. hybridus, L. alienus* и *F. glauca*. Связь первых двух видов уже обсуждалась. Связь *L. alienus–F. glauca* — вполне возможна, т. к. эти разноразмерные виды сходны лишь по 2 из 6 экологическим признаков, т. е. их экологические ниши только частично перекрываются, и они могут сосуществовать друг с другом. Третья группа была наибольшей — в нее вошли все остальные виды.

Обсуждение

Сопоставив экологические группы (А1–А3, Б1–Б3, В, Г) с граф-схемой совместной встречаемости видов, можно заметить, что виды, входящие в одну экологическую подгруппу, не встречаются друг с другом, за исключением социальных паразитов и их хозяев. Поскольку они занимают близкие экологические ниши, избежать острой конкуренции им помогает либо пространственное, либо временное разграничение.

Виды-доминанты также имеют отрицательные связи совместной встречаемости, по причине либо значительного перекрывания их экологических ниш, либо если ниши эти значительно разнятся. Значимые отрицательные связи отмечены лишь среди разноразмерных доминантов, а также среди одноразмерных доминантов и субдоминантов.

Виды, таксономически и экологически близкие, также имеют тенденцию избегать взаимных встреч, тем более если один из них доминант. В то же время виды, таксономически далекие, но экологически близкие, могут быть положительно связаны друг с другом.

Наибольшее количество значимых положительных связей обнаружено среди мелких (м) и средних (ср) видов (ср-ср=5, ср-м=4), а среди отдельных видов — у *P. coarctata* и *P. tauricus* (по 4 связи).

Виды, имеющие значимые положительные и отрицательные связи по встречаемости (рис. 2), можно подразделить на: 1) экологически разные, имеющие 1–2 (из 6) сходных экологических признака (7 положительных связей); 2) экологически неопределенные, включающие 3 сходных и 3 отличных экологических признака (7 положительных и 2 отрицательные связи); 3) экологически близкие, содержащие 4–5 сходных экологических признака (5 положительных и 1 отрицательная связи); 4) экологически сходные по всем признакам виды (1 отрицательная связь). Как видим, у экологически неопределенных и близких видов связи встречаемости нестабильны, т. к. могут принимать значения как положительные, так и отрицательные. Особенно это явление прослеживается среди видов, один из которых доминант.

Таким образом, анализ положения муравьев в пространстве, образованном экологическими характеристиками среды обитания, места в трофической сети и размерности видов, а также сопоставление их совместной встречаемости позволяют судить о возможном взаимодействии между конкретными парами видов и выявлять тенденции их биосоциальных взаимоотношений.

Благодарности

В заключение хочу поблагодарить А. Г. Радченко за помощь в определении материала и за ценные замечания при обсуждении статьи.

Арнольди К. В. Жизненные формы у муравьев // Докл. АН СССР. — 1937. — **16,** № 6. — С. 343–346.

Арнольди К. В. Зональные зоогеографические и экологические особенности мирмекофауны и населения муравьев Русской равнины // Зоол. журн. — 1968. — **47,** вып. 8. — С. 1155–1178.

Длусский Г. М. Муравьи саксауловых лесов дельты Мургаба // Насекомые как компоненты биогеоценоза саксаулового леса. — М.: Наука, 1975. — С. 159–185.

Длусский Г. М. Муравьи пустынь. — М.: Наука, 1981. — 230 с.

Караваев В. Мурашки зібрані в заповідникові "Чаплі" та його околицях // Вісті Держ. степ. запов. "Чаплі". — Херсон, 1928. — С. 103–104.

Лакин Г. Ф. Биометрия. — М.: Высшая школа, 1980. — 293 с.

Медведев С. И. Основные изменения энтомофауны Украины в связи с формированием культурного ландшафта // Зоол. журн. — 1959. — **38**, вып.1. — С. 54–68.

Радченко А. Г. Муравьи рода Strongylognathus (Hymenoptera, Formicidae) Европейской части СССР // Зоол. журн. — 1985а. — **54,** вып. 10. — С. 1514–1523.

Радченко А. Г. Муравьи Северного Причерноморья: Автореф. дис... канд. биол. наук. — К., 1985б. — 19 с.

Смирнов Е. С. Таксономический анализ. — М.: Изд-во Москов. ун-та, 1969. — 197 с.

Стебаев И. В., Резникова Ж. И. Система пространственно-временных взаимоотношений в многовидовом поселении степных муравьев // Зоол. журн. — 1974. — **53,** № 8. — С. 1200–1211.

Резникова Ж. И. Межвидовые отношения муравьев. — М.: Наука, 1983. — 206 с.

Хоменко В. Н., Петрусенко А. А., Жежерин И. В. Состав почвенно-подстилочной мезофауны асканийской целинной степи. — Киев, 1988. — 56 с. (Препр./АН УССР. Ин-т зоологии; 88.3).

Хоменко В. Н., Радченко А. Г. Опыт инвентаризации фауны степных экосистем (на примере муравьев) // Всесоюз. совещ. по проблеме кадастра и учета животного мира: Тез. докл. — М., 1986. — Ч. 2. — С. 501–502.